# Das Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im Jungtertiär Österreichs und besonders des Wiener Beckens[1]

Von HELMUTH ZAPFE

Mit 2 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Juni 1968)

## Abstract

In the Neogene of Austria, the following occurrences of fossil land vertebrates can be distinguished: fossil carnivore dens, fissure deposits (remains of ancient cave systems), lignites (fossil bog deposits), river gravels or delta deposits, and in marine deposits, especially those of the littoral zone. The need for water, as an essential factor in the economy of many animals enlarges the possibilities and promotes the chances of fossilization: animals may fall into karst fissures and caves during a search for water; those animals with the greatest need for drinking water (proboscideans, rhinoceroses, horses, see p. 80) have close ecological union with rivers, lakes, and swamps, and will occur frequently in river gravels, lacustrine deposits, lignites, and the like. On the other hand, a relationship may exist also between the extremely small need for water of certain animals, and the scarcity of their fossil remains in river and lake deposits, and in lignites. Consideration of these viewpoints may be useful in the examination of fossil land faunas.

## Einleitung

Die Fassung des Titels dieses Aufsatzes erklärt sich aus dem Umstand, daß das eine geologische Einheit bildende Wiener Becken sich auch auf tschechoslowakisches Staatsgebiet erstreckt und auch dieser Anteil in diese Betrachtung einbezogen ist. Für

[1] Vortrag in der Gesamtsitzung der Österr. Akademie der Wissenschaften am 3. Mai 1968.

wertvolle Hilfe bei diesen Untersuchungen ist der Verfasser sehr zu Dank verpflichtet Herrn Prof. Dr. E. ARNBERGER (Geograph. Inst. Univ. Wien) für Literaturangaben, Herrn Kustos Dipl.-Ing. Dr. K. BAUER (Naturhist. Museum Wien) für Literatur aus seiner Privatbibliothek, Herrn Direktor Dr. W. FIEDLER (Tiergarten Wien-Schönbrunn) für Literaturhinweise und freundliche Auskünfte, Herrn Chefgeologen Dr. R. GRILL (Geol. Bundesanstalt, Wien), auf dessen Angaben die Kartenskizze (Abb. 1) beruht, Herrn Regierungsrat O. RITTER (Wien) für die liebenswürdig gestattete Einsichtnahme in die paläontologische Privatsammlung GULDER-RITTER und Herrn Oberlandw.-Rat Dkfm. E. WEINFURTER † (Wien) für Auskünfte und Demonstrationen aus seiner Sammlung.

Der Österreichischen Akademie der Wissenschaften erlaubt sich der Verfasser seinen Dank auszudrücken für eine Subvention seiner Untersuchungen an der oberpannonischen Säugetierfauna des Wiener Beckens, deren Ergebnisse z. T. für die hier folgende Mitteilung herangezogen wurden.

Das österreichische Jungtertiär ist verhältnismäßig reich an Vorkommen fossiler Landwirbeltiere. Diese Fundorte sind aber nicht allein interessant wegen der großen fossilen Faunen oder bedeutender Einzelfunde wie etwa die Reste fossiler Primaten, die sowohl im österreichischen Jungtertiär als auch im tschechoslowakischen Anteil des Wiener Beckens gefunden wurden. Auch Untersuchungen über die Art des Vorkommens können aufschlußreiche Ergebnisse liefern. Diese von dem Hallenser Paläontologen J. WEIGELT (u. a. 1927) begründete paläontologische Forschungsrichtung der Biostratinomie untersucht die „Vorgänge, die vom Beginn des Absterbens bis zur definitiven Einbettung auf den sterbenden Körper, den Kadaver oder seine erhaltungsfähigen Teile einwirken“ (A. H. MÜLLER, 1951, S. 7). Sie untersucht u. a. aber auch mit biosoziologischen Methoden die Zusammensetzung der Thanatozönosen, die dem Paläontologen in den Fossillagerstätten entgegentreten.

Zunächst mag es vielleicht scheinen, daß es sich dabei vielfach um die Untersuchung selbstverständlicher Sachverhalte handeln könnte. Gehört es doch zum Begriff des Fossils, daß ein Organismus oder ein Teil eines solchen Gelegenheit gehabt haben muß, infolge bestimmter Umstände und Bedingungen fossil zu werden. Die folgend zu erörternden Beispiele sind fast alle aus Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im Jungtertiär von Österreich und des

Wiener Beckens ausgewählt. Sie sollen zeigen, daß nicht nur die Vorgänge und Umstände, welche der Fossilwerdung vorausgehen, an sich interessant sind, sondern daß sich auch wichtige Gesichtspunkte für die Beurteilung fossiler Faunen aus einer biostratinomischen Betrachtungsweise ergeben.

Als erstes wird ein einziges Beispiel herangezogen, das nicht aus den hiesigen Vorkommen ausgewählt ist:

## Das Massenvorkommen fossiler Landwirbeltiere in den terrestrischen roten Tonen von Pikermi und anderer Fundorte in Griechenland

Dieses in der paläontologischen Weltliteratur oft zitierte Vorkommen ist bei uns vor allem durch die sehr lebensvollen Schilderungen von ABEL (1927) bekannt geworden. Die Deutung seiner Entstehung und wohl auch die einzige richtige Erklärung stammt von M. NEUMAYR (1887, S. 532). Er sah in den lokalen Massenvorkommen die Überreste von Trockenheitskatastrophen, denen vor allem die großen Huftierherden zum Opfer fielen. Bei wieder einsetzenden Regengüssen wurden Knochen und rote Verwitterungstone zusammengeschwemmt, und es kam zu den berühmten Fossilkonzentrationen der Pikermitone. Zahlreiche Beobachtungen sprechen für die Richtigkeit dieser Erklärung, der sich in neuerer Zeit auch VON KOENIGSWALD (u. a. 1955, S. 67ff.) angeschlossen hat. Einzelne im Verband erhaltene Extremitäten oder die manchmal noch in Okklusionsstellung mit dem Schädel bzw. Obergebiß erhaltenen Unterkiefer waren wahrscheinlich bei der Einbettung noch durch vertrocknete Sehnen zusammengehalten. Auch die gelegentlichen Bißspuren und Koprolithen der Hyäniden (BRUNNER, 1944; MITZOPOULOS & ZAPFE, 1961) passen gut zu der Vorstellung eines „Leichenfeldes“. VON KOENIGSWALD (1965, S. 75) sieht in dem Auftreten derartiger Leichenfelder nach Trockenheitskatastrophen im Altpliozän verschiedener Gegenden sogar eine Voraussetzung für das rasche phylogenetische Aufblühen der Hyäniden als Aasfresser und vermutet die paläoklimatologischen Ursachen der Trockenheitsperioden im Regenschatten der an der Wende Mio-Pliozän aufgefalteten Kettengebirge.

Vergleichbare Vorgänge und Ereignisse in der Gegenwart scheinen nicht selten zu sein. Zunächst sind hier die zahlreichen Dürrekatastrophen in Afrika und Australien zu erwähnen, die mit

dem Massentod von Wild- bzw. Haustieren verbunden sind, über die immer wieder in Tageszeitungen berichtet wird: z. B. „Wilde Tiere verdursten zu Tausenden" (Anonym, 1961), Dürrekatastrophe im Tsavo-Nationalpark, Kenya. Eine andere Nachricht über dieses Ereignis im Tsavo-Nationalpark nennt die Zahl von 85 Nashörnern, die durch die Trockenheit umkamen (GRZIMEK, 1962, S. 18). Oft zitiert ist der anschauliche Bericht aus Ostafrika von J. W. GREGORY (1896, S. 268—269): „Here and there around a water-hole we found acres of ground white with bones of rhinoceros and zebra, gazelle and antelope, jackal and hyaena, and among them we once observed the remains of a lion." Auch aus Südwestafrika liegen Berichte vor über Dürreperioden, die den Kudus (Schraubenantilopen) schwer zusetzen (HEINZ, 1933, S. 288). Es werden von dort auch Überreste von Leichenfeldern des Gemsbockes (*Oryx gazella* L.) in der Namib-Wüste beschrieben: „Auffällig war die starke auf den Gemsbock zurückzuführende Skelett- und Knochenstreuung auf der weiten Fläche. Besonders häufig waren Schädel und Gehörn." (HEINZ, 1933, S. 286.) Vgl. auch nach einem Bericht aus der Lüderitzbuchter Zeitung (Anonym, 1935/36, S. 51): „Wildsterben in Deutsch-Südwestafrika. Im Bezirk Otjiwarongo . . Es ist dies eine Folge der langen Dürre, die das Wild zu Tausenden vernichtete. Häufig fand man tote Tiere, ganz besonders Kudu ." Massensterben von Eseln und verwilderten Ziegen um ausgetrocknete Wasserstellen beobachtete SPILLMANN (1948, S. 263) im Jahr 1938 auf der Halbinsel Sta. Elena in Ekuador. Die Reihe derartiger Berichte könnte noch fortgesetzt werden. Leider aber fehlt es bisher noch durchaus an veröffentlichten Bilddokumenten.

Fossilkonzentrationen nach Art des Vorkommens von Pikermi bei Athen und anderer Fundorte in Griechenland sind aus dem österreichischen Jungtertiär nicht bekanntgeworden. Es fehlten in unserem nördlicher gelegenen Gebiet im Pliozän offenbar die klimatologischen Voraussetzungen für katastrophale Dürreperioden, die in Griechenland im Altpliozän vor Einbruch des Ägäischen und Kretischen Meeres vorhanden waren. Dieses Beispiel zeigt aber besonders eindrucksvoll einen Zusammenhang zwischen dem Wasserbedarf der Landwirbeltiere — hier der extreme Wassermangel — und deren gehäuftem fossilen Vorkommen.

Die Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im österreichischen Jungtertiär bzw. im Wiener Becken lassen sich einteilen in rein terrestrische Ausfüllungen von Höhlen und Karstspalten, ferner die Vorkommen in Braunkohlen, in Flußschottern und in Meeresablagerungen.

## Vorkommen in Höhlen und Karstspalten

Hier bieten die fossilen Raubtierhorste hinsichtlich ihrer Entstehung als Fossillagerstätte nur wenig Probleme. Ein klassisches Beispiel sind die altpliozänen Höhlenfüllungen von Kohfidisch im Burgenland (Bachmayer & Zapfe, 1958 u. a. O.). Verschiedene Hyäniden horsteten in den Höhlen (*Percrocuta*, *Ictitherium*) und schleppten zahllose Knochen ihrer Beutetiere ein. Die Knochen sind meist zerbissen und die Fragmente und Splitter tragen oft deutliche Bißspuren. Außerdem finden sich Nagespuren von Nagetieren, z. B. Stachelschweinen als kennzeichnende Merkmale rein terrestrischer Ablagerung. Die Höhlensedimente enthalten auch Reste von Tieren, die im Winterschlaf in den Höhlen zugrundegingen und fossil wurden (Schildkröten, Schlangen)[2]. Ein weiteres Kennzeichen solcher Vorkommen sind die Reste von Eulengewöllen, die eine Unzahl von Kleinwirbeltieren liefern, die sonst in allen aquatischen Vorkommen fossiler Landwirbeltiere weitgehend fehlen oder doch sehr zurücktreten. Die Kleinsäugerfauna von Kohfidisch ist zweifellos die weitaus größte im österreichischen Altpliozän. Ein ausgezeichnetes Beispiel eines Hyänenhorstes im Plistozän ist die „Teufelslucken" bei Eggenburg, NÖ. An einem großen Material von Hyänen zerbissener Knochen konnten stets wiederkehrende Formen und Regelmäßigkeiten in der Art der Beschädigung der Knochen festgestellt werden, die in ganz entsprechender Weise in jungtertiären Raubtierhorsten wieder erkannt werden konnten (vgl. Zapfe, 1966 u. a. O.).

Es gibt aber noch eine andere Art des Vorkommens von Landwirbeltieren in jungtertiären Höhlenablagerungen. Es sind das die großen Faunen aus den sog. „Spaltenfüllungen" (Ruinen von Höhlensystemen), deren Elemente, wenn man von Fledermäusen und Lebensspuren der Eulen (Gewölle) absieht, keine ökologische Beziehung zu den Karsthohlräumen aufweisen. Ein Beispiel aus dem Wiener Becken ist die mittelmiozäne Spaltenfüllung von Neudorf an der March in den Kleinen Karpaten, ČSSR (Zapfe, 1949, 1961 u. a. O.). Die Fauna besteht ganz überwiegend aus durchaus höhlenfremden Huftieren (bes. *Chalicotherium*), wenigen Raubtieren, Proboszidiern und Affen. Diesem Typus

[2] Das Klima des Pliozäns war in Mitteleuropa wohl noch wärmer als jenes der Gegenwart, aber diesem doch schon angenähert (vgl. Schwarzbach, 1961, S. 148ff.). Man darf daher mit dem Vorhandensein einer erheblich kühleren Jahreszeit für das Pliozän rechnen. Auch hält z. B. der nächste Verwandte der in dieser altpliozänen Höhlenablagerung häufigen Schleiche *Ophisaurus* in der Gegenwart in seinen mediterranen Verbreitungsgebieten einen Winterschlaf.

des Vorkommens gehört im Wiener Becken auch die altplistozäne „Spalte" von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg, NÖ., an.

Hier handelt es sich offenbar um „Einsturzfallen" in Höhlen und Karstschächten (vgl. Zapfe, 1953, 1954, 1957). Wie der Verfasser an anderer Stelle (l. c.) zeigen konnte, war es die kühle, feuchte Wetterführung der Höhlen, welche in warmer trockener Jahreszeit die nach Wasser und Schutz vor der Insektenplage suchenden Tiere anlockte und so in den Gefahrenbereich der unterirdischen Steilabstürze und Schächte führte. Auf dem auf der Sohle solcher Steilabstürze aufgehäuften Schuttkegel zerfallen die Kadaver der eingestürzten Tiere und die Knochen verteilen sich in der Regel über die Flanken dieses „Einsturzkegels" Es erklärt sich daraus die meist regellose, unstratifizierte Lagerung einzelner Skelettelemente in der späteren „Spaltenfüllung". Diese bildet sich durch weitere völlige Ausfüllung des Höhlenraumes mit dem anwachsenden Einsturzkegel und dem Versturzmaterial der Höhlenwände, während große Teile des übrigen Höhlensystems später der Abtragung anheimfallen (vgl. Zapfe, 1954 u. 1961a).

Nachrichten und Beobachtungen über das Eindringen höhlenfremder Säugetiere in Höhlen in der Gegenwart liegen mehrfach vor und wurden an anderer Stelle mitgeteilt (Zapfe, 1954 u. 1957a). Ein seltenes diesbezügliches Bilddokument für eine Alpensteinbock-Kolonie in der Schweiz wurde in letzter Zeit veröffentlicht (Nievergelt, 1966, Abb. 30). Der Autor schreibt (l. c. S. 61) dazu: „Die Kalkfelsen im Gebiet des Gemmenalphorns sind durchsetzt mit Spalten und Löchern, in deren Inneren es stets kühl und meist auch etwas feucht ist. Solche Standorte werden im Sommer von den Steinböcken immer wieder aufgesucht." Das Bild der Steinböcke in den Höhlen gibt einen eindrucksvollen Hinweis für die Deutung der zahlreichen Funde fossiler und subfossiler Skelette abgestürzter Steinböcke in Höhlen (u. a. Rakovec, 1964, S. 130, Abb. 2) und für die Entstehung derartiger Knochenlagerstätten überhaupt.

Fossilkonzentrationen in Karsthohlräumen sind, an das Vorhandensein verkarstungsfähiger Gesteine gebunden, weltweit verbreitet. Auf ihre Bedeutung als Fossillagerstätten ist in der Literatur schon mehrfach zusammenfassend hingewiesen worden (Heller, 1953; Zapfe, 1954; Dehm, 1961). Wie die Beschreibung einer permischen „Spaltenfüllung" mit Microsauriern (Amphibia), Cotylosauriern usw. im ordovizischen Kalk von Oklahoma, USA, zeigt (Gregory, Peabody & Price, 1956), ist dieser Typus des Fossilvorkommens wohl so alt, wie die Landwirbeltiere überhaupt!

## Vorkommen in Braunkohlen

Säugetierfunde in miozänen und pliozänen Braunkohlen sind keine seltene Erscheinung. Braunkohlen sind aus Torfmooren entstanden, und die Säugetierreste gehören vielfach Tieren an, die im Moor verunglückt und versunken sind[3].) Auch hier ist die Vermutung begründet, daß es sich oft um Tiere handelt, die auf der Suche nach einem Tränkeplatz umgekommen sind. Im plastischen bis flüssigen Moor werden Skelette zumeist zerlegt und die einzelnen Teile zerstreut. Nur selten gibt es zusammenhängende Skelettfunde wie das Skelett von *Oreopithecus bambolii* aus obermiozänen Braunkohlen der Toskana, Italien (Hürzeler, 1960, Abb. 3—4; Schäfer, 1960, Abb. 12)[4].

Die Gewohnheit mancher Großsäugetiere, sich vor ihrem Tod an Gewässern einzustellen und hier zu sterben, ist ein weiterer wesentlicher Umstand, der zur Einbettung der Skelette in das Moor bzw. zur Fossilisation in der Braunkohle führt (vgl. dazu S. 78).

Als Säugetier-Fundstellen in Braunkohlen sind in Österreich anzuführen: Die mittelmiozänen steirischen Braunkohlen, darunter Göriach bei Aflenz, wo neben einer reichen Fauna der anthropomorphe Affe *Pliopithecus* durch relativ zahlreiche Individuen belegt ist[5]. Ferner Trimmelkam, OÖ. (Mittelmiozän), die altpliozänen Lignite des Zillingdorfer Revieres bei Wiener Neustadt, NÖ., u. a. m.

Versucht man sich über die Zusammensetzung dieser „Braunkohlen-Faunen" ein Bild zu machen, so fällt zunächst eine

Das Versinken von Tieren in Moor und Morästen ist in der Literatur durch zahlreiche Beispiele belegt: Skelette von Wisent und Ur in plistozänen und holozänen Torfablagerungen, die Riesenhirsche in den irischen Torfmooren usw. (vgl. u. a. Abel, 1912, S. 22; Degerbøl & Iversen, 1945, S. 46). Besonders eindrucksvoll sind die Beschreibungen noch aufrecht im Sediment stehender Skelettreste, z. B. der Moas in Mooren Neuseelands (u. a. Krösche, 1963, S. 60; vgl. auch Brandt, 1868).

[4] Ein Vergleich der Abb. 3 und 4 bei Hürzeler (1960) und Fig. 1 bei Schultz (1960) zeigt, daß der Kadaver von *Oreopithecus* auf dem Rücken liegend eingebettet wurde. Es würde dies der Regel entsprechen, daß in einem ± flüssigen Medium Leichen mit dem von Verwesungsgasen erfüllten Bauch nach oben treiben. Nach Teichmüller (1962, S. 85) ist die Kohle von Bacinello „als feiner Schlamm in einem Moorsee oder Röhricht abgelagert" worden, was mit den floristischen Untersuchungen von Weyland (1962), „. . Flachmoor mit Wassertümpeln . . ." übereinstimmt.

[5] Im Abschnitt „Primates" des „Catalogus Fossilium Austriae" wird ein detailliertes Verzeichnis aller in den europäischen Sammlungen befindlichen Belege veröffentlicht. Aus der Zahl der am häufigsten erhaltenen Zähne ($M_1$ sin., $M_2$ sin.) ergibt sich eine Mindestanzahl von zehn Individuen des *Pliopithecus antiquus* in Göriach.

ökologisch an den „Sumpfwald" gebundene Komponente ins Auge (Tapir, manche Suiden). Darüber hinaus bietet der Katalog der österreichischen jungtertiären Säugetierfunde von Pia & Sickenberg (1934) die Möglichkeit einer, wenn auch nur ungefähren und überschlägigen, so doch bemerkenswerten quantitativen Schätzung. Es werden dort aus jungtertiären Braunkohlen Österreichs die häufigsten Faunenelemente in folgenden Anzahlen von Nummern angeführt:

218 Proboszidier
216 Cerviden
180 Rhinocerotiden

Die sehr große Anzahl von Cerviden geht auf eine ökologische Besonderheit der auch in anderer Hinsicht bemerkenswerten Fauna von Göriach bei Aflenz, Stmk., zurück. Betrachtet man die Gesamtheit der übrigen Kohlenvorkommen, so stellen Proboszidier und Rhinocerotiden die stärkste Komponente.

## Vorkommen in Flußschottern, Deltasedimenten und in Meeresablagerungen

Diese Formen des Vorkommens, vor allem im Miozän und Pliozän des Wiener Beckens reichlich repräsentiert, stehen in engem Zusammenhang. Die in das Meer des Wiener Beckens von Westen her einmündenden Flüsse und Bäche brachten die Kadaver und Skeletteile von Tieren, die in den Flußniederungen verendet waren. Viele Reste, fast durchaus Einzelknochen, Zahnreihen und Zähne, finden sich in den Flußschottern der Deltagebiete. Seltener werden Kadaver in das offene Meer hinausgetrieben und werden dann vor allem im küstennahen Gebiet eingebettet und fossil. Zusammenhängende Skelettkomplexe[6] bilden die Ausnahme, völliger Zerfall ist die Regel.

Knochen und Zähne verhalten sich beim fluviatilen Transport vielfach wie Gerölle und erfahren ähnliche Verrundung in verschieden vorgeschrittenem Ausmaß. Schildkrötenpanzer können in das Bett des Gerinnes wie ein großes Gerölle eingebettet werden und werden dann durch das von der Strömung darüber hinwegtransportierte Sediment abgeschliffen und fazettiert. Es kann dabei ein Reststück aus je einer Hälfte von Carapax und Plastron entstehen, so daß der Testudiniden-Panzer wie mit einer Säge

[6] Vgl. Schädel mit Unterkiefer und Halswirbelsäule von *Hipparion* im altpliozänen Tegel von Wien-Inzersdorf (Zapfe, 1964, Abb. 168).

halbiert erscheint. Sperrige Skeletteile verankern sich im Grund des Gerinnes und die in die Strömung aufragenden Teile werden abgeschliffen. So bleiben die Schädel der Proboszidier oft mit den schweren Zähnen nach unten auf dem Grund liegen und das domförmige Cranium wird wegerodiert. Es entsteht ein Reststück aus der Gaumenregion mit den Backenzähnen, mit dem die Stoßzähne nur lose Verbindung haben. Es zerfällt leicht bei der Bergung in der Schottergrube und liefert die vielen isolierten Zähne, die man in den Sammlungen antrifft. Unterkiefer der Dinotherien verankern sich oft mit den hakenförmig nach unten gekrümmten Stoßzähnen und der von der Strömung an den Zahnreihen entlang getriebene Sand (bzw. Gerölle) erzeugt an den Seiten der Backenzähne und am Wurzelhals eigenartige nur auf diese Weise erklärbare Defekte und zerstört den Ramus Mandibulae. Weitere Beispiele kennzeichnender Beschädigung im strömenden Wasser eines Flusses ließen sich noch anführen. KLEINSCHMIDT (1965) hat die Mechanik der Sedimentbewegung und die Einbettung von Skelettteilen in Flußrinnen beschrieben. Die Tatsache, daß die stets seltenen fossilen Wirbeltierreste in manchen Schottergruben doch relativ viel häufiger sind, als in vielen anderen Aufschlüssen derselben fluviatilen Ablagerung mag vielleicht ähnliche Ursachen haben, wie die oft sehr konstanten Anlandungsbereiche rezenter Ströme (vgl. die Anlandung menschlicher Leichen in der Donau beim „Friedhof der Namenlosen“ unterhalb Wien und an der Csepel-Insel bei Budapest. KÖNIG, 1914, S. 4). Über ähnliche Beobachtungen berichtet KLÄHN (1931, S. 12) aus den fluviatilen Dinotheriensanden des Altpliozäns von Rheinhessen.

Beide Arten des Vorkommens — in fluviatilen und in Meeresablagerungen — sind nur Etappen desselben Transportweges. Entsprechend der weiteren Entfernung vom Lebens- und Todesort der Landwirbeltiere sind deren Reste in den Meeresablagerungen seltener und hier viel seltener in Sedimenten des offenen Meeresbeckens als in jenen der Küste. Immerhin aber ist es sehr wahrscheinlich, daß die Landwirbeltier-Reste in den jungtertiären Küsten- und Seichtwasserbildungen des Leithagebirges zumindest teilweise von gestrandeten Kadavern herrühren, die der Westwind von den Flußmündungen am Westrand einen relativ weiten Weg quer über das Becken nach Osten verdriftet hat und die in der Brandung der Untiefen und Inseln des Leithagebirges aufgearbeitet wurden. Auch in jenen Abschnitten des Jungtertiärs, in denen das Leithagebirge nicht nur Untiefen, sondern einen Inselzug bildete, ist es unwahrscheinlich, daß auf relativ kleinen Inseln Groß-

säugetiere lebten, wie die im Leithakalk verschiedentlich nachgewiesenen Dinotherien und Mastodonten (vgl. PIA & SICKENBERG, 1934, S. 303ff.).

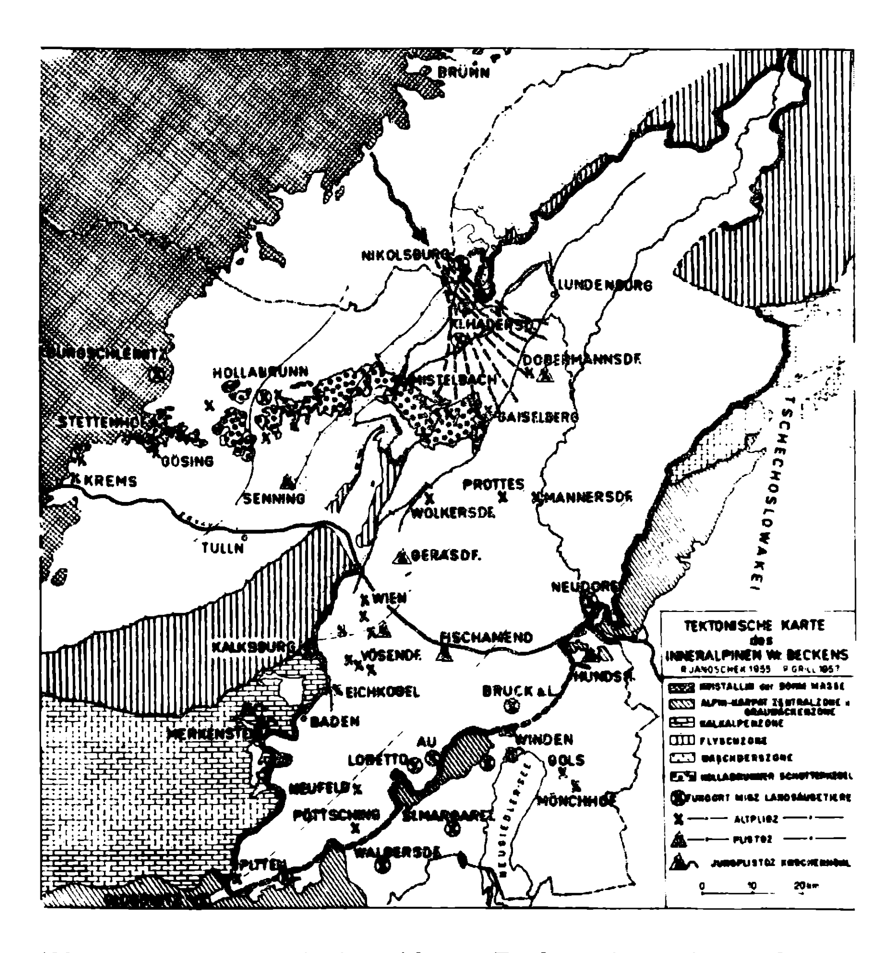



Abb. 1. Wiener Becken mit eingezeichneten Fundorten jungtertiärer und plistozäner Säugetiere. Man beachte den Schotterkörper des altpliozänen Flußlaufes, der sich vom Ausgang der Wachau (Krems) in das nördliche Wiener Becken erstreckt („Mistelbacher Schuttkegel“). Der Pfeil in der Gegend von Nikolsburg deutet eine fluviatile Einschüttung (Sande und Schotter) im Mittelmiozän an, die von NW bzw. N in das Wiener Becken erfolgte. Hier liegen die Fundstellen um Nikolsburg und Klein Hadersdorf (*Austriacopithecus*).

Alle oben erwähnten Arten des Vorkommens sind in ausgezeichneter Deutlichkeit im Altpliozän des Wiener Beckens ausgeprägt: in Fluß- und Deltasedimenten wie in Ablagerungen des Pannonischen Binnenmeeres. Flußschotter haben ein Donauvorläufer (vgl. Abb. 1) und verschiedene Gewässer hinterlassen, die von Westen her in das Binnenmeer des Pannonischen Sees mündeten. Besonders eindrucksvoll manifestiert sich durch seine Schottermassen der Lauf einer „Urdonau", die bereits die Furche der Wachau durchfloß, sich dann aber gegen NO wandte und in der Gegend von Mistelbach und Hollabrunn mit einem ausgedehnten Delta in den Pannonischen See mündete. HASSINGER (1905, S. 47) spricht bereits von einer „pontischen Donau", während FINK (1966, S. 16) wegen des offenbar kleineren Einzugsgebietes den unmittelbaren Vergleich mit der Donau vermeidet. Die Schotter- und Sandablagerungen dieses Flusses werden „Hollabrunner oder Mistelbacher Schuttkegel" genannt und enthalten viele Fundstellen altpliozäner Säugetierreste. Gegen Ende des Altpliozäns hat sich im verlandenden Wiener Becken eine aus feineren Schottern und vorwiegenden Sanden bestehende Delta-Ablagerung bis an die Brucker Pforte und in das Pannonische Becken vorgeschoben und enthält an vielen Stellen Fundorte kennzeichnender Landsäugetiere des jüngeren Altpliozäns (= Oberpannon) (Abb. 1).

Untersucht man die Faunen aus altpliozänen (pannonischen) Flußschottern und aus Ablagerungen des pannonischen Binnenmeeres auf ihre artliche Zusammensetzung und auf die Häufigkeit ihrer Elemente, so stellt sich heraus, daß Kleinsäuger und Vögel weitgehend zurücktreten und in Schottern praktisch fehlen, während unter den Großsäugetieren zahlenmäßig weitaus Nashörner und Pferde (*Hipparion*) sowie Rüsseltiere (Mastodonten und Dinotherien) dominieren. Zur Prüfung dieser Verhältnisse wurden die gesamten Fundmaterialien folgender vier Fundorte verglichen (Abb. 2):

Gaiselberg bei Zistersdorf, NÖ. Sande und Schotter des altpliozänen Donau-Vorläufers (Unterpannon) [ZAPFE, 1949a].

Wien XII, Oswaldgasse. Fluviatile Schotter und Sande, vorwiegend Gerölle aus Gesteinen des Wienerwaldes (Flyschzone) altpliozänen Alters (Mittelpannon) (Unpublizierte Bestände, Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung).

Vösendorf bei Wien, Ziegelei. Seichtwasserbildungen, Tegelsandhorizont im Congerientegel des Altpliozäns (Mittelpannon) [vgl. PAPP & THENIUS, 1954].

Prottes bei Gänserndorf, NÖ. Sande und Schotter des Deltas des altpliozänen Donauvorläufers (Oberpannon) [BACHMAYER, HELMER & ZAPFE, 1961].

Von Gaiselberg liegt das Material mehrjähriger Aufsammlungen des Verfassers dieser vergleichenden Untersuchung zugrunde. Vom Fundort Wien XII., Oswaldgasse, standen sehr umfangreiche Aufsammlungen aus der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums und außerdem Material privater Sammlungen zur Verfügung. Aus Vösendorf lagen ebenfalls große Bestände aus der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums und aus Privatbesitz vor. Außerdem konnte in der Sammlung RITTER-GULDER (Wien) nebst zahlreichen größeren Objekten auch ein umfängliches Material von Knochensplittern, Zahnfragmenten usw. untersucht werden, das zumindest eine gattungsmäßige Bestimmung erlaubte und damit die Basis für eine statistische Auswertung erheblich verbreiterte. Von Prottes war eine Aufsammlung verfügbar, welche die Geologisch-Paläontologische Abteilung durch 10 Jahre von einem lokalen Sammler durchführen ließ (1952—1962) und die jeden Knochensplitter umfaßte, der innerhalb dieses Zeitraumes in der Sandgrube von Prottes zutagekam. Es wurden in dieser Zeit ca. 25.000 $m^3$ Sand abgebaut und etwa 300 Fundstücke — darunter oft nur unbedeutende Fragmente — geborgen. Es kommt somit ein Fund auf ca. 83 $m^3$ Sand! Da in diesem Zeitraum in diesem Aufschluß noch mit der Hand gearbeitet wurde, konnte der Fossilinhalt der abgebauten Sandmenge weitgehend erfaßt werden.

Die statistische Auszählung dieser Faunen mußte nach einem Verfahren erfolgen, das zwar nicht ganz exakt ist, das aber doch einen einigermaßen verläßlichen Überblick über die quantitative Zusammensetzung ermöglicht. Das verfügbare, besonders bei Vösendorf und Prottes, sehr große Material aus Einzelknochen, Einzelzähnen sowie zahlreichen Fragmenten usw. gestattete naturgemäß keine Aufteilung auf Individuen. Es konnten daher nur die Gesamtzahlen der Objekte gegliedert nach ihrer Zugehörigkeit zu Proboszidiern, Equiden, Rhinocerotiden, Carnivoren usw. verglichen werden. Diesen quantitativen Vergleich veranschaulicht Abbildung 2.

Hier zeigen sich zwar gewisse Unregelmäßigkeiten, in denen sich offenbar unterschiedliche ökologische Verhältnisse der Einzugsbereiche der betreffenden Ablagerungen widerspiegeln. Deutlich tritt aber das mengenmäßige Vorherrschen der Equiden (*Hipparion*), der Nashörner und der Rüsseltiere in Erscheinung. Wenn

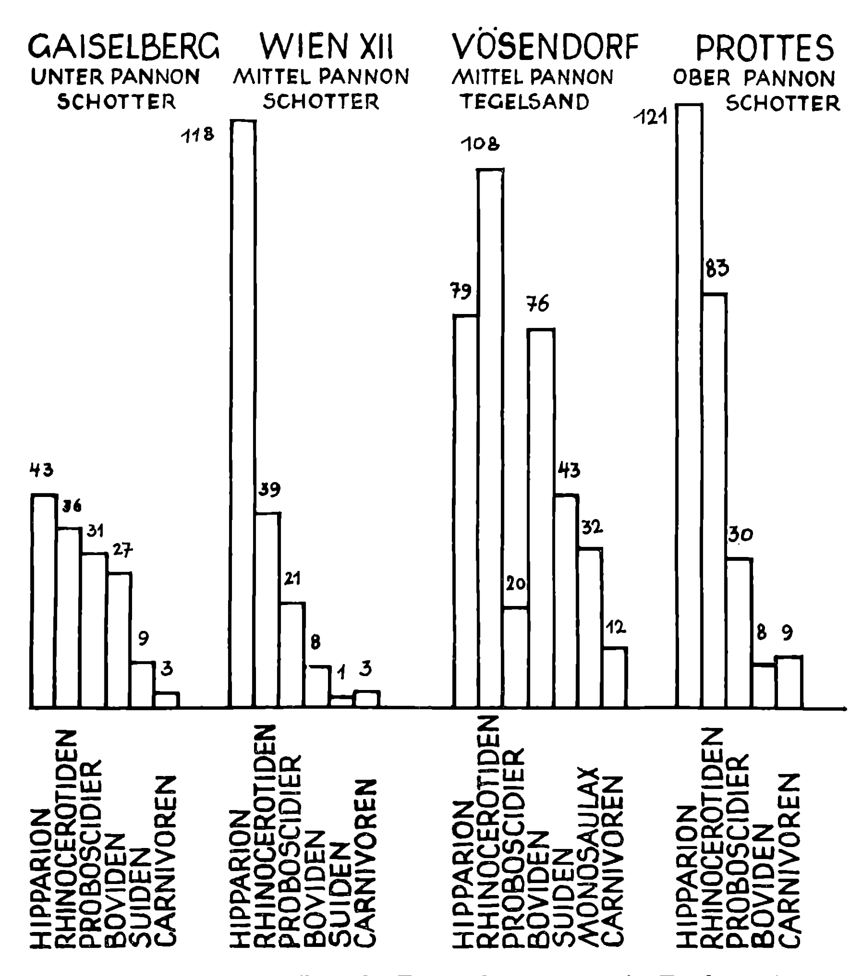



Abb. 2. Quantitative Verteilung der Faunenelemente von vier Fundorten im Altpliozän des Wiener Beckens. Fluß- bzw. Deltaablagerungen: Gaiselberg, Wien XII, Prottes. Küstennaher Flachseebereich: Vösendorf. — Neben dem allgemeinen Vorherrschen von Equiden (*Hipparion*), Rhinocerotiden und Proboszidiern, sind auch ökologische Besonderheiten der Einzugsgebiete der einzelnen Vorkommen zu erkennen. So ist Vösendorf durch ein Zurücktreten der Proboszidier (vgl. S. 78) und die auffällige, im Wiener Becken bisher einzigartige Häufigkeit des Boviden (*Miotragocerus pannoniae* KRETZOI) gekennzeichnet. Die Häufigkeit des Bibers *Monosaulax* deutet auf den Biotop eines einmündenden Gewässers und gute Erhaltungsbedingungen im feinkörnigen Sediment. — Die Zahlen über den Säulen geben jeweils die Anzahl der Fundstücke an.

Vösendorf durch die Seltenheit der Proboszidier aus diesem Schema etwas herausfällt, so kann das in ökologischen Besonderheiten des Hinterlandes aber auch im Mangel einer starken transportierenden Strömung gelegen sein, der sich hier auch in der Feinkörnigkeit des Sedimentes zu erkennen gibt. Für den Transport der schweren Proboszidier-Knochen ist der unmittelbare Ablagerungsbereich von Flüssen und Strömen besser geeignet. Man darf aber zumindest von einer Regel sprechen, daß in den jungtertiären Flußablagerungen und in mündungsnahen Bereichen der Meeres- bzw. Seebecken die Reste von Pferden (ab Altpliozän), Nashörnern und Rüsseltieren mengenmäßig dominieren. Diese Regel bestätigt sich auch an vielen Beispielen in den plistozänen Flußschottern, die außerhalb des Rahmens dieser Untersuchung liegen (vgl. Fundmaterialien aus jungplistozänen Donauschottern der Gegend von Wien).

Es ist naheliegend dieses Häufigkeitsverhältnis auf die ökologischen Beziehungen dieser Säugetiergruppen zu den wasserreichen Flußniederungen zurückzuführen. Versucht man sich ein Bild über den Wasserbedarf ihrer Verwandten in der rezenten Tierwelt zu machen, so stehen zunächst verschiedene Feldbeobachtungen zur Verfügung, wie etwa die Tatsache, daß sich verletzte oder kranke Elefanten zum Wasser zurückziehen (VERSCHUREN, 1958) oder das sehr wesentliche Bedürfnis der Nashörner nach Wasser- und Schlammbädern (SODY, 1959). KRUMBIEGEL (1955, S. 756) berichtet nach CHEMINAUD: „Alle Elefanten beiderlei Geschlechts sondern sich bereits vor dem Einsetzen eigentlicher Alterserscheinungen von der Herde ab und bleiben in der Nähe des Wassers. Die empfindliche Rüsselspitze paralysiert zuerst und hindert das Wasserschöpfen. Alsdann stellen sich die Tiere direkt ins Flachwasser, wo sie der Tod ereilt." Ähnlich beschreibt ZIMMER (1961, S. 24) den Tod der afrikanischen Elefanten. Vgl. ferner KRUMBIEGEL (l. c.): „Die schon erwähnte, vielen Großtieren eigene Neigung, beim Herannahen des Todes sich an oder in das Wasser zu begeben . " In Übereinstimmung damit ist die Abbildung eines Elefantenkadavers bei VERSCHUREN (1958, S. 118, Fig. 49): „Cadavre d'Éléphant, *Loxodonta africana* (BLUMENBACH), .. venu mourir dans une mare .. " Hinsichtlich der Pferde darf die immer wieder zitierte enge Bindung der Zebras an die Wasserstellen hier angeführt werden (u. a. LIVINGSTONE, 1858, S. 73). Für das mongolische Wildpferd betont MOHR (1959, S. 44): „Die Zugänglichkeit von Trinkwasser ist ausschlaggebend für die tatsächliche Verbreitung."

Im Gegensatz dazu gibt es auch zahlreiche Berichte, die den auffallend geringen Wasserbedarf mancher Säugetiere betonen

(u. a. HOFBAUER, 1962). Vor allem wird dies immer wieder von manchen Gazellen und Antilopen berichtet (u. a. DEKEYSER & DERIVOT, 1959, S. 112—114; BUXTON, 1955, S. 89). Auch über den relativ geringen Wasserbedarf der Giraffen und mancher Primaten wird verschiedentlich berichtet. So KRUMBIEGEL (1954, S. 151ff.): „Giraffen und Wildlamas trinken gleichfalls oft für mehrere Tage, Mantelpaviane und Dscheladas steigen nur zwei bis dreimal in der Woche im Gebirge tiefer, um an den Bächen ausgiebig zu trinken . Als Genießer von Pflanzenwasser kommen auch besonders die Faultiere und Primaten der höchsten Baumwipfel in Frage, die selten zum Boden herunterkommen. Der Orang namentlich trinkt Tau und Blattpfützen . " Über den Wasserkonsum der Giraffe berichtet VERSCHUREN (1958, S. 170): „Le besoin d'eau de la Girafe est peu marqué. Elle ne boit pratiquement jamais aux rivières"! Die Reihe solcher Berichte ließe sich noch fortsetzen.

Tabelle I

Zusammengestellt nach SCHÖNHOLZER, 1958: Trinkverhalten bei Zoo-Tieren

| | Meßwerte verschiedener Meßreihen zum Teil verschiedene Individuen<br>Tagesdurchschnitt in l |
|---|---|
| Indischer Elefant (*Elephas maximus*) | **76—124** |
| Spitzmaulnashorn (*Diceros bicornis*) (Messungen im Winter!) | **34—43** |
| Chapman Zebra (*Equus quagga chapmani*) | **10,5—12,5** |
| Netzgiraffe (*Giraffa reticulata*) | 2,41—5,72 |
| Bleßbock (*Damaliscus albifrons*) | 0,746—1,475 |
| Hirschziegenantilope (*Antilope cervicapra*) | 1,333 |
| Persische Kropfgazelle (*Gazella subgutturosa*) | 1,245—2,455 |
| Löwe | 1,3—2 |
| Leopard | 0,245—0,371 |
| Jaguar | 0,39—0,673 |
| Puma | 0,657—0,805 |
| *Cebus* (2 Individuen!) | 0,102 |
| *Macaca nemestrina* | 0,75 |
| *Macaca speciosa* (3 Individuen!) | 0,530 |
| *Cercocebus fuliginosus* (3 Individuen!) | 0,294 |

Die exaktesten Hinweise ergeben sich aber aus den Beobachtungen und Messungen über den Wasserbedarf und das Trinkverhalten verschiedener Säugetiere im Zoologischen Garten. Wenngleich angenommen werden muß, daß das Verhalten in freier Wildbahn von dem in der Gefangenschaft abweichen kann, so geben diese Untersuchungsergebnisse doch eine sehr verläßliche größenordnungsmäßige Übersicht (SCHÖNHOLZER, 1958). Die hier nach SCHÖNHOLZER (l. c.) vereinfacht zusammengestellte Tabelle zeigt nun die interessante Tatsache, daß Elefant[7], Nashorn und Zebra unter den untersuchten Tieren mit Abstand die größten täglichen Wassermengen konsumieren. Während z. B. die Giraffe im Vergleich zu ihrer Körpergröße wenig trinkt, ist das Wasserbedürfnis mancher Raubtiere enorm gering[8], und auch die untersuchten Affen haben einen geradezu minimalen Wasserbedarf (Zahlenangaben beziehen sich z. T. auf mehrere Individuen!). Wir finden also die am häufigsten fossil belegten Landsäugetiergruppen unter jenen, die den größten Wasserbedarf und damit die engste Bindung an die Gewässer als den Ort ihrer Fossilwerdung haben (Rüsseltiere, Nashörner, Pferde).

## Schlußfolgerungen und Zusammenfassung

Überblickt man das Vorkommen der Landwirbeltiere und besonders der Säugetiere in unserem Jungtertiär in ihrer Gesamtheit, so zeichnen sich verschiedentlich Beziehungen zwischen dem fossilen Vorkommen und der Häufigkeit der Wirbeltierreste und dem Bedürfnis der Tiere nach Wasser ab. Es ist dies zumindest ein wesentlicher Faktor, der die Zusammensetzung vieler fossiler Faunen beeinflußt und bei deren Beurteilung nicht übersehen werden sollte. Wie eingangs kurz ausgeführt, können Trockenheit und Durstkatastrophen zu fossilen Massenvorkommen von Landwirbeltieren führen (Typus Pikermi). Für die Ansammlung von Wirbeltierleichen in den als Einsturzfallen wirkenden Karstspalten und Höhlen spielt wahrscheinlich deren Anziehung auf wassersuchende Tiere in trockener Jahreszeit eine wesentlich wichtigere Rolle als

[7] CARRINGTON (1962, S. 42) gibt noch größere Werte an: „. . . ein ausgewachsener Elefant braucht pro Tag 120 bis 200 Liter Wasser". Nach BENEDICT (1936, S. 173): „The amounts consumed are in the order of 35 to 50 gallons of water per day for an ordinary sized elephant." (Das sind 159 bis 227 Liter!)

[8] Die erstaunliche Widerstandsfähigkeit der Carnivoren gegen Durst und Hunger betonen BENEDICT & RITZMAN (1927, S. 75): „Some species of animals, namely, the carnivora, and particularely the dog, can live for an incredibly long time without water and food.", „. . . Thus AWROROWS dogs withstood fasting, without water, for 44 or more days" (AWROROW, 1900).

der bloße zufällige Absturz. Wenn Proboszidier in „Spaltenfaunen“ in der Regel relativ selten sind, so mag das vielleicht nicht so sehr mit der Intelligenz dieser Tiere zusammenhängen, die sie etwa die Gefahr des Abstürzens erkennen läßt, als einfach mit dem Umstand, daß die Eingänge der betreffenden Karsthohlräume für die großen Tiere oft zu klein waren. In Flußablagerungen, Deltabildungen und vielfach auch in Küstenbildungen der Meeresbecken finden sich Rüsseltiere, Nashörner und — ab Altpliozän — Equiden als besonders häufige Elemente, und es erweist sich, daß diese Häufigkeit mit dem großen Wasserbedürfnis und der dadurch bedingten ökologischen Beziehung dieser Gruppen zu den Flußniederungen im Zusammenhang steht. Auch die Häufigkeit der Proboszidier und Nashörner in vielen Braunkohlen-Vorkommen darf wohl auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden.

Betrachtet man das relativ geringe Trinkbedürfnis der Primaten (vgl. Tabelle S. 79), so drängt sich der Verdacht auf, daß auch dieser Umstand mit der Seltenheit ihres fossilen Vorkommens im Zusammenhang stehen könnte!

Unabhängig vom Wasser erweist sich somit nur die Fossilwerdung von Raubtieren und der Reste ihrer Beutetiere und anderer Höhlenbewohner (Eulen samt ihren Gewöllen, Fledermäuse) in ihren Höhlen.

Aus den biostratinomischen Verhältnissen des Vorkommens können sich auch Gesichtspunkte ergeben, die für die Beurteilung und Auswertung fossiler — im vorliegenden Falle jungtertiärer — Landwirbeltier-Faunen von Bedeutung sind. Sicherlich wird kein Paläontologe auf den Gedanken kommen, das weitgehende Fehlen von z. B. Kleinsäuger- oder Vogelknochen in Flußschottern dahin zu deuten, daß in den betreffenden Gebieten überhaupt keine Kleinsäuger oder Vögel gelebt hätten. Die ungünstigen Erhaltungsbedingungen für zarte Knochen im groben Sediment stark strömender Gewässer sind als Ursache dieser Verhältnisse zu eindeutig und offenbar. Nicht so leicht durchschaubar ist die quantitative Zusammensetzung mancher Großsäugetier-Faunen.

Eine terrestrische Spaltenfüllung kann eine Säugetierart in erstaunlicher Anzahl beinhalten, während andere zu erwartende zeitgenössische Tiere fehlen oder selten sind (z. B. das außerordentlich häufige Vorkommen der sonst stets seltenen Chalicotherien in der mittelmiozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March, ČSSR). Derartige Verhältnisse werden verständlich, wenn man annimmt, daß die Einsturzfalle (Höhle, Schacht), deren Inhalt als „Spaltenfüllung“ überliefert ist, in der Nähe des Wildwechsels einer bestimmten Tierart gelegen war.

Die besondere Häufigkeit von Equiden (*Hipparion*), Nashörnern und Proboszidiern in den Schotterfaunen des Altpliozäns im Wiener Becken kann mit dem verhältnismäßig großen Wasserbedürfnis dieser Tiere im Zusammenhang gebracht werden. Das häufige und regelmäßige Aufsuchen der Flußniederungen und des Wassers, das Aufsuchen des Wassers von kranken oder verwundeten Tieren erhöht für diese die Wahrscheinlichkeit der Einbettung in das Sediment oder des Transportes des Kadavers in ein See- oder Meeresbecken, und es erhöht sich damit auch die Wahrscheinlichkeit der Fossilwerdung. Ähnliche Ursachen hat wohl auch die Häufigkeit der fossilen Reste der Rhinocerotiden und Proboszidier in Braunkohlen (vgl. S. 78).

Es können daher manche Tiere oder Tiergruppen gelegentlich in der fossilen Überlieferung als viel häufiger erscheinen als sie tatsächlich im Verhältnis zu der gesamten zeitgenössischen Tierwelt ursprünglich gewesen sind. Ebenso kann sich anderseits die Seltenheit oder das Fehlen bestimmter Tiere erklären. Am Beispiel der altpliozänen Faunen des Wiener Beckens, deren fossiles Vorkommen ganz überwiegend mittelbar oder unmittelbar mit dem fluviatilen Transport der Kadaver bzw. Knochen zusammenhängt (vgl. S. 75), wäre hier die Seltenheit bzw. das Fehlen solcher Säugetiere anzuführen, für die ein Lebensraum abseits der feuchten Flußniederungen anzunehmen ist (Savannen- und Steppenbewohner). Durch jahrzehntelange Beobachtung von Fundorten in altpliozänen Flußschottern (Oberpannon von Prottes und Wolkersdorf, NÖ.) hat sich nämlich herausgestellt, daß — wenn auch ganz selten — auch diese Faunenelemente auftauchen. Es handelt sich um Hyänen (*Percrocuta*), Gazellen und Giraffiden, die damit z. T. erstmalig im Wiener Becken nachgewiesen sind. Hier besteht nun aller Grund zur Annahme, daß die Seltenheit dieser Faunenelemente zumindest teilweise in ihrer Unabhängigkeit von großen Wasservorkommen begründet ist und daß sie in der altpliozänen Fauna zeitweise eine größere Rolle gespielt haben dürften, als dies aus der fossilen Überlieferung hervorzugehen scheint! So könnte sich aus den hier dargelegten Zusammenhängen auch erklären, warum aus fluviatilen, limnischen oder marinen Ablagerungen überwiegend Elemente von „Waldfaunen" zutage kommen, während die Reste von Steppenbewohnern, mit einem oft geringeren Wasserbedürfnis, selten sind oder auch ganz fehlen.

Es zeigen diese Beispiele die Bedeutung der Gesichtspunkte, die sich aus der Entstehungsart einer Fossillagerstätte für die Beurteilung einer fossilen Fauna ergeben. Sowohl für die Einschätzung der

Häufigkeit als auch für die Bewertung der Seltenheit oder des Fehlens mancher Tiere und Tiergruppen und der etwa daraus folgenden Schlüsse „ex silentio“ kann eine vorsichtige Auswertung aller biostratinomischen Voraussetzungen nützlich sein.

## Literatur


ABEL, O., 1912: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. XV + 708 S., 470 Abb., Stuttgart.

ABEL, O., 1927: In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit. — In: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. II. Aufl., VIII + 714 Seiten, 2 Taf., 551 Abb., Jena.

Anonym, 1935/36: Wildsterben in Deutsch-Südwestafrika. — Der Zool. Garten, **8**, S. 51, Leipzig.

Anonym, 1961: Wilde Tiere verdursten zu Tausenden. — Abend-Zeitung, 21. 6. 1961, Wien.

BACHMAYER, F. & ZAPFE, H., 1958: Eine Höhle vor 10 Millionen Jahren. — Die Ausgrabung einer vorzeitlichen Tierwelt. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF. **1**, S. 6—9, 6 Abb., Wien.

BACHMAYER, F., HELMER, R. & ZAPFE, H., 1961: Eine vorzeitliche Tierwelt aus dem Boden des Marchfeldes. — Natur u. Land, **47**, S. 128—129, 1 Abb., Wien.

BACHMAYER, F. & ZAPFE, H., 1966: Ein Lebensbild aus dem Tertiär. Rekonstruiert nach den Ausgrabungen bei Kohfidisch im Burgenland. — Universum, **21**, S. 80—81, 1 Abb., Wien.

BENEDICT, F. G., 1936: The Physiology of the Elephant. — Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. **474**, pp. 1—302, figs. 13,pls.8, Washington.

BENEDICT, F. G. & RITZMAN, E. G., 1927: The Metabolism of the fasting Steer. — Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. **377**, pp. 1—246, figs. 8, Washington.

BRANDT, A., 1868: Kurze Bemerkungen über aufrechtstehende Mammuthleichen. — Bulletin Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, 1867, No 3, pp. 1—16, Moscou.

BRUNNER, J., 1944: Beobachtungen zu den Lebensspuren der Hyänen an den Knochen der Huftiere aus dem Unterpliozän von Pikermi. — Palaeobiologica, **8**, S. 120—126, 4 Abb., Wien.

BUXTON, P. A., 1955: Animal Life in Deserts. pp. 1—746, figs. 43, London.

CARRINGTON, R., 1962: Elefanten. Ein kurzer biologischer, entwicklungsgeschichtlicher und kulturhistorischer Überblick (Übersetzt von W. JOCHENS). — 1—343 Seiten, 24 Taf. Diana-Verlag, Konstanz-Stuttgart.

DEGERBØL, M. & J. IVERSEN, 1945: The Bison in Denmark. A Zoological and Geological Investigation of the Finds in Danish Pleistocene Deposits. — Danmarks Geol. Undersogelse (II. Raekke), No 73, pp. 1—63, pls. 1—7, København.

DEHM, R., 1961: Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. — Mitt. Bayer. Staatssammlg. Pal. hist. Geol., **1**, S. 57—72, 1 Abb., München.

DEKEYSER, P. L. & DERIVOT, J., 1959: La vie animale au Sahara. — Coll. Armand Colin, Sect. Biologie, No. **322**, pp. 218, figs. 33, Paris.

FINK, J. u. Mitarb., 1966: Die Paläogeographie der Donau. — In: Limnologie der Donau. Lfg. 2, S. 1—50, 6 Textabb., 2 Tab., 3 Taf., Stuttgart.

GREGORY, J. W., 1896: The Great Rift Valley being the narrative of a journey to Mount Kenya and lake Baringo. 422 pp., 23 figs., 21 pls., 2 maps, London.

GREGORY, J., PEABODY, F. E. & PRICE, L. I., 1956: Revision of the Gymnarthridae. American Permian Microsaurs. — Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. Bull., **10**, pp. 77, figs. 33, 1 pl., New Haven.

GRZIMEK, B., 1962: Im Hubschrauber über Giraffen. — Das Tier, 1962 (No 1), S. 16—20, Stuttgart-Bern.

HASSINGER, H., 1905: Geomorphologische Studien aus dem Inneralpinen Wiener Becken und seinem Randgebirge. — Geogr. Abh., **8**, H. 3, S. 1 bis 205, 11 Textfig., 1 Profiltaf., Leipzig.

HEINZ, R., 1933: Ein vorzeitlicher Tränkplatz in der Namibwüste bei Lüderitzbucht (Deutsch-Südwestafrika). Mit Bemerkungen zum Problem des Atlantischen Ozeans. — Mitt. Geogr. Ges. Hamburg, **43**, S. 267—302, 1 Textabb., Taf. 19—29, Hamburg.

HELLER, F., 1953: Die Karsterscheinungen in ihrer Bedeutung für die Stammesgeschichte der Säugetiere und des Menschen. — Sber. Physikal.-medizin. Sozietät zu Erlangen, **76**, S. 16—78, Erlangen.

HOFBAUER, C., 1962: Manche Tiere brauchen nicht zu trinken. — Das Tier, **2**, H. 5, S. 8—11, Stuttgart-Bern.

HÜRZELER, J., 1960: Die Bedeutung des *Oreopithecus* für die Stammesgeschichte des Menschen. — Triangel, **4**, S. 164—174, 6 Abb., 1 Tab., Basel.

KLÄHN, H., 1931: Rheinhessisches Pliozän besonders Pliozän im Rahmen des mitteleuropäischen Pliozäns. — Geol.-Palaeont. Abh., NF. **18**, S. 277—340, 19 Abb., 5 Taf., Jena.

KLEINSCHMIDT, A., 1965: Die Mechanik der Sedimentbewegung in kleinen Flußrinnen. Ein Beitrag zur analytischen Sediment-Gefügekunde (Stratonomie). — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **120**, S. 126 bis 184, 35 Abb., Stuttgart.

KÖNIG, F., 1914: Katastrophaler oder normaler Untergang und Erhaltung der Wirbeltiere. — Mitt. Sekt. f. Naturkde. Österr. Touristen-Klub, **26**, S. 1—8, Wien.

KOENIGSWALD, G. H. R. von, 1955: Begegnungen mit dem Vormenschen. — 230 Seiten, 41 Textabb., 20 Taf., Düsseldorf-Köln.

— 1965: Das Leichenfeld als Biotop. — Zool. Jahrb. Syst., **92**, S. 73—82, 7 Textabb., Leipzig.

KRÖSCHE, O., 1963: Die Moa-Strauße. Neuseelands ausgestorbene Riesenvögel. — Die Neue Brehmbücherei, No 322, 148 S., 14 Abb., 12 Textfig., Wittenberg-Lutherstadt.

KRUMBIEGEL, J., 1954/55: Biologie der Säugetiere. I. Bd. (1954), II. Bd. (1955), S. 1—844, 782 Abb., 4 Taf., Krefeld.

LIVINGSTONE, D., 1858: Missionsreisen und Forschungen in Südafrika während eines sechzehnjährigen Aufenthaltes im Inneren des Continents (a. d. Engl. von H. LOTZE). 738 Seiten, div. Abb., 23 Taf., Leipzig.

MITZOPOULOS, M. & ZAPFE, H., 1961: Fossile Hyäniden-Koprolithen aus Pikermi. — Praktika, Akad. Wiss. Athen, **36**, S. 340—343, 1 Taf., Athen.

MOHR, E., 1959: Das Urwildpferd. *Equus przewalskii* Poljakoff 1881. — Die Neue Brehm-Bücherei, H. **249**, S. 1—144, 87 Abb., zahlr. Tab., Wittenberg.

MÜLLER, A. H., 1951: Grundlagen der Biostratonomie. — Abh. Deutsch· Akad. Wiss. Berlin, Kl. f. Mathem. u. allgem. Naturwiss., Jg. 1950, Nr. 3› S. 1—147, 79 Abb., Berlin.

NEUMAYR, M., 1887: Erdgeschichte. Zweiter Band. Beschreibende Geologie· XII + 880 Seiten, 581 Abb., 12 Taf., Leipzig.

NIEVERGELT, B., 1966: Der Alpensteinbock *(Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich. — (Mammalia depicta), S. 1—85, 40 Abb., 13 Tab., Hamburg u. Berlin.

PAPP, A. & THENIUS, E., 1954: Vösendorf — ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. — Mitt. Geol. Ges. Wien, **46** (Sonderbd.), S. 1—109, 15 Taf., Wien.

PIA, J. & SICKENBERG, O., 1934: Katalog der in den österreichischen Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Österreichs und der Randgebiete. — Denkschr. Naturhist. Mus. Wien, **4**, VIII + 544 Seiten, Wien.

RAKOVEC, I., 1964: Jugoslawiens Alpenmurmeltiere und Steinböcke. — Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. u. -Tiere, **29**, S. 124—132, 2 Abb., München.

SCHÄFER, H., 1960: Der Mensch in Raum und Zeit mit besonderer Berücksichtigung des *Oreopithecus*-Problems. — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus. Basel, **1**, S. 1—24, 17 Abb., Basel.

SCHÖNHOLZER, L., 1958: Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. — Der Zool. Garten, **24**, 90 Seiten, 30 Abb., Leipzig.

SCHULTZ, A. H., 1960: Einige Beobachtungen und Maße am Skelett von *Oreopithecus*. — Z. f. Morphol. u. Anthrop., **50**, S. 136—149, 4 Abb., 3 Tab., Stuttgart.

SCHWARZBACH, M., 1961: Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. II. Aufl., XI+275 S., 134 Abb., Stuttgart.

SODY, H. J. V., 1959: Das javanische Nashorn, Rhinoceros sondaicus, historisch und biologisch. — Z. f. Säugetierkde., **24**, S. 109—240, 4 Taf., Berlin.

SPILLMANN, F., 1948: Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraden Riesensteppentieres (*Eremotherium carolinense* gen. et spec. nov.), seines Lebensraumes und seiner Lebensweise. — Palaeobiologica, **8**, S. 231—279, 12 Abb., 2 Taf., Wien.

TEICHMÜLLER, M., 1962: Die *Oreopithecus*-führende Kohle von Bacinello bei Grosseto (Toskana, Italien). — Geol. Jahrb., **80**, S. 69—110, 3 Abb., 2 Tab., 9 Taf., Hannover.

VERSCHUREN, J., 1958: Écologie et Biologie des Grands Mammifères (Primates, Carnivores, Ongulés). — Exploration du Parc National de la Garamba. Mission H. DE SAEGER (et collab.), fasc. **9**, pp. 1—225, figs. 94, pls. 2, Bruxelles.

WEIGELT, J., 1927: Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. VIII + 227 Seiten, 28 Fig., 37 Taf., Leipzig.

WEYLAND, H., 1962: Floristische Beobachtungen bei der Mazeration von Braunkohlenproben von Bacinello in der Toskana. — Geol. Jahrb., **80**, S. 111—116, 1 Abb., Hannover.

ZAPFE, H., 1949: Eine mittelmiozäne Säugetierfauna aus einer Spaltenfüllung bei Neudorf an der March (ČSR). — Akad. Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1949, S. 173—181, Wien.

— 1949a: Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. — Jahrb. Geol. Bundesanst., **93**, S. 83—97, 1 Textfig., Wien (1948).

— 1953: Ergebnisse einer Untersuchung über die Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen der geologischen Vorzeit. — Akad. Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., 1953, S. 242—245, Wien.

— 1954: Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochenlagerstätten in Karstspalten und Höhlen. — Z. Geologie, Beiheft **12**, S. 1—58, 12 Abb., 1 Taf., Berlin.

— 1957: Die Entstehung fossilreicher, knochenführender Ablagerungen in Höhlen und Karstspalten. — Mitt. Anthrop. Ges. Wien, **87**, S. 98—101, Wien.

— 1957a: „Tierfallen“ im Karst. Die Ursachen für fossile Skelettanhäufungen in Spalten und Höhlen. — Die Umschau in Wissenschaft u. Technik, 57, S. 40—41, 4 Abb., Frankfurt/M.

— 1961: Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Dêvínská Nová Ves), Tschechoslowakei. Mit Anhang: Der Primatenfund aus dem Miozän von Klein Hadersdorf in Niederösterreich. — Schweizer. Palaeont. Abh., **78**, S. 1—293, 115 Textfig., 55 Tab., Basel (1960).

— 1961a: Höhlenrestformen und Spalten in Österreich als Fossillagerstätten. — Österr. Hochschulztg., **13**, No. 13, S. 10, 1 Abb., Wien.

— 1964: Die jungtertiäre und eiszeitliche Landtierwelt in der Gegend von Wien. S. 130—142, Abb. 163—183, in: Schätze im Boden. Bilder aus Österreichs geologischer Vergangenheit. (Verfaßt von den Beamten der Geologisch-Paläontologischen Abteilung.) — Veröffentl. a. d. Naturhist. Mus., NF. **5**, S. 1—160, 199 Abb., 1 Karte, Wien.

— 1966: Lebensspuren. S. 109—122, 4 Taf., 2 Abb., in: EHRENBERG, K. u. Mitarb., Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ.). — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., **112**, Wien.

— 1967: Donau und Urdonau. Eine Episode aus der Geschichte des Donaustromes bei Wien. — Universum, **22**, S. 20—23, 3 Abb., Wien.

ZIMMER, F., 1961: Wildtod in freier Natur. — Universum, **16**, S. 22—24, Wien.

Anschrift des Verfassers: Paläontologisches Institut der Universität. A-1010 Wien I, Universitätsstraße 7.

## Nachtrag

Während des Druckes dieser Arbeit erschien die folgend zitierte Publikation, in der die Autoren auf breiter Basis teilweise ähnliche Fragen an den oligozänen Faunen (Chadron- und Brule-Formation) der Badlands von Dakota, USA, untersuchen:

CLARK, J., BEERBOWER, J. R. & KIETZKE, K. K., 1967: Oligocene Sedimentation, Stratigraphy, Paleoecology and Paleoclimatology in the Big Badlands of South Dakota. — Fieldana: Geology Memoirs, **5**, pp. 1—158, figs. 1—56, Chicago.